

MODELOS MATEMÁTICOS APLICADOS AOS ESTUDOS DE DECOMPOSIÇÃO DE MACRÓFITAS AQUÁTICAS

Marcela B. Cunha-Santino ¹ & Irineu Bianchini Jr. ²

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Federal de São Carlos. Rodovia Washington Luiz, km 235. Cx. Postal 676. 13565-905. São Carlos, SP, Brasil.

² Departamento de Hidrobiologia, Universidade Federal de São Carlos. Rodovia Washington Luiz, km 235. Cx. Postal 676. 13565-905. São Carlos, SP, Brasil.

E-mails: ¹pmbc@iris.ufscar.br e ²irineu@power.ufscar.br

RESUMO

Esta revisão teve por objetivo analisar os modelos matemáticos usualmente utilizados no tratamento de dados de experimentos que abrangem a degradação de macrófitas aquáticas. Os modelos matemáticos mais utilizados para descrever a decomposição de macrófitas aquáticas são: o modelo exponencial simples e o modelo exponencial duplo. Através de uma meta análise, com os resultados de 37 experimentos de decomposição de macrófitas compararam-se os modelos matemáticos exponenciais. A análise dos parâmetros desses modelos indicou que: i) o uso do modelo exponencial simples não representa adequadamente as perdas de massa rápidas que ocorrem no início do processo, relativas à lixiviação dos detritos e ii) que os coeficientes de decomposição das frações refratárias (modelo exponencial duplo) foram menores que os obtidos no modelo simples, gerando, conseqüentemente, tempos de meia vida mais elevados (*ca.* 2,3 vezes).

Palavras-chave: Modelos matemáticos, Macrófitas aquáticas, Decomposição.

RESUMO

MATHEMATICAL MODELS APPLIED TO THE DECOMPOSITION STUDIES OF AQUATIC MACROPHYTES. This revision aimed at analyzing the mathematical models usually used in the handling data of degradation experiments with aquatic macrophytes. The mathematical models that describe the decomposition process of aquatic macrophytes frequently observed in literature are: single and double exponential models. Through a meta analysis from results of 37 experiments of aquatic macrophytes decomposition the exponential models were compared. The analysis of the parameters of each model indicated that: i) the use of the single exponential model does not represent adequately the fast losses of mass that occur in the beginning of process, relative to leaching from the detritus and ii) the decomposition coefficients related with of refractory fractions (from double exponential model) was minor than that obtained to the single exponential model generating, consequently, incremented half-time (*ca.* 2.3 times) of process.

Key-words: Ecomorphology, Spool-and-line, Artificial Nests, Didelphidae, Techniques.

A DECOMPOSIÇÃO DAS MACRÓFITAS AQUÁTICAS

A energia solar é essencial no estabelecimento e na manutenção da dinâmica trófica dos ecossistemas aquáticos; grande parte dessa energia direciona e controla tanto a produtividade quanto o metabolismo interno desses ambientes (Wetzel 2001). O carbono orgânico formado da fixação fotossintética do CO₂ constitui-se na matéria prima da biossíntese de

compostos da biomassa vegetal (*e.g.* proteínas, carboidratos e lipídios) e a energia química que será utilizada na manutenção das várias rotas metabólicas. Após a senectude das plantas, com a perda da integridade celular, grandes quantidades de componentes dissolvem-se rapidamente (Park & Cho 2003). A conversão de partes dos tecidos das plantas aquáticas vasculares (*i.e.* matéria orgânica particulada = MOP) em matéria orgânica dissolvida (MOD) é de extrema importância, uma vez que disponibilizam

carbono para os microrganismos distribuídos na coluna d'água e para os aderidos nas partículas (Alber & Valiela 1994). Experimentos que trataram da decomposição aeróbia de lixiviados de plantas aquáticas registraram que esses compostos foram utilizados principalmente nos processos bioquímicos ligados a obtenção de energia (média: 52%) (Peret & Bianchini Jr. 2004); contribuíram, ainda, significativamente para o crescimento dos microrganismos (média: 24%). A esse respeito, tem se registrado a importância até da decomposição (aeróbia e anaeróbia) de compostos refratários remanescentes da decomposição de plantas aquáticas (e.g. substâncias húmicas) na manutenção do

bacterioplâncton (Cunha-Santino & Bianchini Jr. 2002a). Por sua vez, a degradação da MOP é principalmente conduzida por reações enzimáticas encadeadas, responsáveis pela conversão dos compostos orgânicos complexos (e.g. lignina, celulose e hemicelulose); esta fase é usualmente a mais lenta. Neste contexto, o entendimento da produção e decomposição das plantas aquáticas é fundamental para a descrição precisa da dinâmica de nutrientes dos ecossistemas aquáticos, principalmente das regiões litorâneas, nas quais esses vegetais tendem a predominar.

Com base no diagrama apresentado na Figura 1, verifica-se que durante a decomposição, os detritos

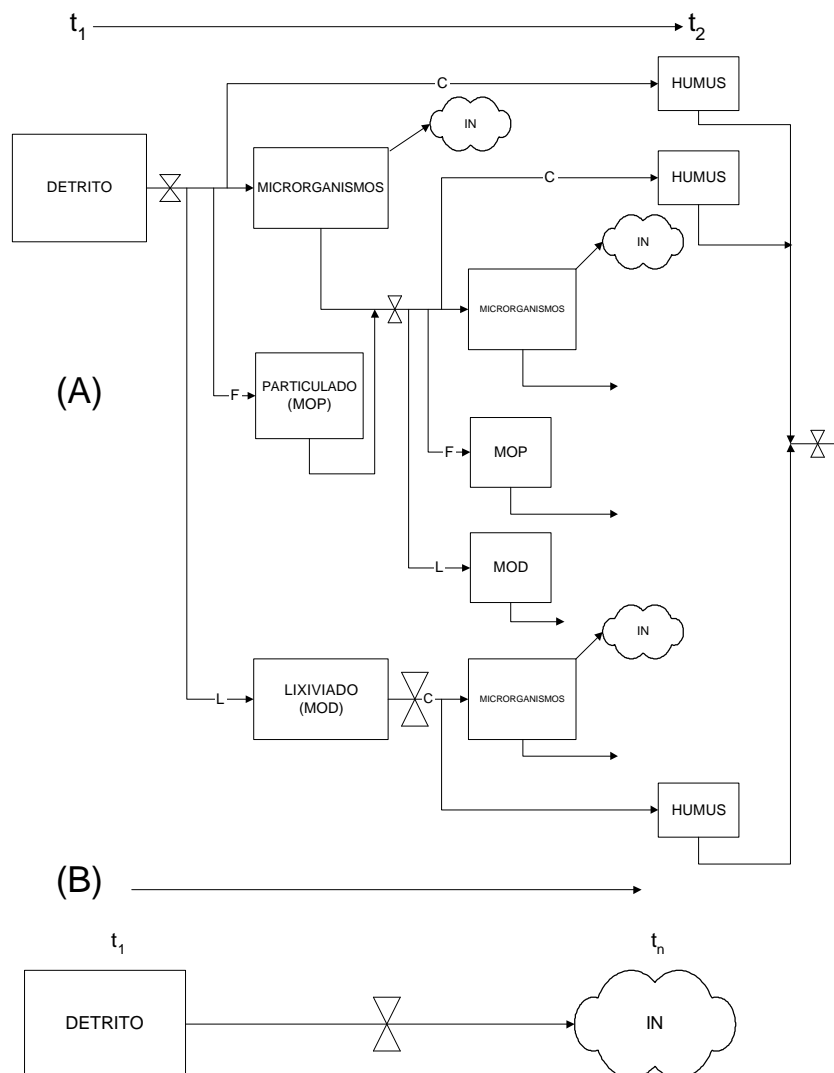


Figura 1. Subsistemas de decomposição: (A) Decomposição de um recurso no curto prazo. Os três componentes do processo, catabolismo (C), fragmentação (F) e lixiviação (L) alteram a composição química (e.g. a mineralização gerando as formas inorgânicas (IN) e a ressíntese formando microrganismos e húmus) e promovem mudanças físicas do detrito (e.g. redução do tamanho de partícula) e a remoção de compostos solúveis para outros locais. (B) Decomposição de um recurso sob longo período, resultando na sua completa mineralização. As taxas de mudança de estado (representadas pelas setas) estão sujeitas a regras (representadas pelos símbolos de válvulas) devido aos efeitos dos fatores controles bióticos e abióticos (Swift *et al.* 1979).

são alterados sob os efeitos de fatores reguladores intrínsecos e extrínsecos (Tabela I) e a partir de três eventos: a dissolução (lixiviação), a fragmentação e o catabolismo (Swift *et al.* 1979). A lixiviação refere-se às transferências de matérias solúveis para a água, a fragmentação proporciona um aumento da superfície do detrito para o ataque microbiano e o catabolismo contempla o processamento dos detritos através das enzimas extracelulares. As perdas de massa ocorrem, portanto, quando há o predomínio da mineralização (conversões químicas e biológicas dos componentes orgânicos dos detritos em moléculas inorgânicas) sobre a imobilização (processos que mantêm os produtos da decomposição na forma orgânica, *e.g.* biomassa de microrganismos, intermediários metabólicos, substâncias húmicas). O processamento dos detritos em ambientes aquáticos é regulado pelos fatores ambientais, atividade microbiana e pela presença e abundância dos invertebrados aquáticos (Tabela I). A decomposição é dependente de fatores como: concentração de nutrientes (López *et al.* 1998), suprimento de aceptores de elétrons (Cunha-Santino & Bianchini Jr. 2002a), temperatura (Mendelssohn *et al.* 1999) e pH (López-Archilla *et al.* 2001). Fatores relativos à qualidade dos detritos (*i.e.* intrínsecos), tais

como: composição química e morfologia estrutural (*e.g.* raiz, folha; Gessner 2000), relação C:N:P (Enriques *et al.* 1993), tamanho (Bianchini Jr. & Antonio 2003) e origem (Jonsson *et al.* 2001) também afetam as taxas de decomposição.

As mudanças dos detritos das macrófitas aquáticas se verificam a partir de perdas de massa e de alterações na composição do material remanescente; ocorrem por rotas metabólicas específicas e produzem diferentes substâncias intermediárias, que interagem com outros compostos e com a biota (Bianchini Jr. & Toledo 1998). As rotas catabólicas que prevalecem na decomposição das macrófitas aquáticas decorrem, em última análise, da disponibilidade de oxigênio. Em geral, as mineralizações aeróbias são mais rápidas, geram produtos finais mais estáveis e tendem a transferir mais carbono para os processos de crescimento dos microrganismos (Davis & Cornwell 1991). No entanto, outras condicionantes podem também alterar os coeficientes respiratórios dos processos metabólicos (*e.g.* presenças de: receptores alternativos de elétrons, compostos alifáticos, aminoácidos) e gerar interferências na degradação das substâncias orgânicas e na disponibilidade de oxigênio dissolvido (Dilly 2001).

Tabela I - Propriedades intrínsecas e extrínsecas (ambientais) do processo de decomposição e seus efeitos sobre as taxas de decomposição (segundo Magee 1993).

Propriedades	Taxa de decomposição	
	ELEVADA	BAIXA
Intrínsecas	Teor baixo de lignina Teor elevado de fósforo Teor elevado de nitrogênio Razão baixa C:N Razão baixa C:P Teor baixo de ácido tânico Teor baixo de polifenóis	Teor elevado de lignina Teor baixo de fósforo Teor baixo de nitrogênio Razão elevada C:N Razão elevada C:P Teor elevado de ácido tânico Teor elevado de polifenóis
Extrínsecas	Biomassa baixa de microrganismos Densidade elevada de invertebrados Águas mais oxigenadas Valores altos/neutros de pH Baixa latitude Baixa elevação	Biomassa alta de microrganismos Densidade baixa de invertebrados Águas menos oxigenadas Valores baixos de pH Alta latitude Alta elevação

OS MODELOS MATEMÁTICOS DA DESCRIÇÃO DA DECOMPOSIÇÃO DE MACRÓFITAS AQUÁTICAS

Os modelos propõem-se delinear aspectos do comportamento do sistema real, através do estabelecimento de equações matemáticas; dificilmente descrevem perfeitamente a realidade; porém, o suficiente para responder à hipóteses específicas (Characklis 1990). O uso da modelagem na análise de dados experimentais permite a discussão de hipóteses que visam à elucidação das tendências gerais do sistema estudado e para fazer comparações quantitativas (Straškraba 1973). Desse modo, o uso dos coeficientes de ciclagem da matéria orgânica (representados pelas constantes de perda de massa k) representa uma importante ferramenta para a descrição da dinâmica dos elementos nos ecossistemas aquáticos. Desta forma, a modelagem matemática pode contribuir significativamente para o entendimento dos processos de transferência de elementos químicos destes ambientes. Através da seleção de modelos apropriados, estes coeficientes podem ser estimados; para tanto, as cinéticas das reações químicas e biológicas devem considerar particularidades do sistema em estudo e as relações estequiométricas devem ser balanceadas (Characklis 1990).

Vários modelos matemáticos têm sido utilizados para descrever os processos de perda de massa da decomposição, tanto em ambientes terrestres quanto em aquáticos. Os quatro modelos mais empregados são:

- (i) Modelo exponencial simples (cinética de primeira ordem): baseia-se no pressuposto de que as taxas de decomposição sejam proporcionais à quantidade de matéria orgânica remanescente e que o recurso seja homogêneo do ponto de vista químico (Jenny *et al.* 1949; Olson 1963; Wieder & Lang 1982);
- (ii) Modelo exponencial múltiplo: (cinética de primeira ordem) considera que a matéria orgânica não seja um substrato homogêneo, que consiste em vários componentes, tais como: lignina, celulose, carboidratos solúveis, *etc.* (Minderman

1968; Vossbrinck *et al.* 1979; Gillon *et al.* 1994; Bianchini Jr. *et al.* 2002); nesse caso, cada estrutura (ou tipo de composto químico) apresenta uma taxa de decomposição e essa é proporcional à quantidade de recurso remanescente;

- (iii) Modelo sigmóide: (cinética de 1ª ordem com fator de restrição) adota a ocorrência de um tempo de transição durante as primeiras etapas da degradação, até que os microrganismos decompositores colonizem o detrito (Harmon *et al.* 1986); nesse caso, na prática, as perdas de massa ocorrem em paralelo com o crescimento dos microrganismos;
- (iv) Modelo linear: adota que as taxas de decomposição sejam constantes em função do tempo (cinética de ordem zero), não sendo proporcionais às massas dos detritos remanescentes e tão pouco com o crescimento dos microrganismos (Mason & Bryant 1975; Sinsabaugh *et al.* 1993; Alvarez & Guerrero 2000). As taxas de decomposição são definidas por fatores externos (*e.g.* tempo de exposição e intensidade das radiações ultravioletas).

As unidades dos coeficientes de decomposição (geralmente expressos pela constante k) variam em função do modelo adotado (*e.g.* cinética de 1ª ordem [T⁻¹]: min⁻¹; h⁻¹; dia⁻¹; cinética de ordem zero [M T⁻¹]: mg dia⁻¹; µg mês⁻¹; kg ano⁻¹). Uma vez que a degradação dos detritos está diretamente ligada à atividade enzimática, diferenças nesta atividade podem se refletir diretamente em mudanças em tais coeficientes. Outros fatores como: abrasão, temperatura, potencial de oxi-redução, fotoxidação e oxidações químicas, também contribuem para o incremento dos valores dessas constantes. O modelo mais utilizado é o modelo exponencial simples (Suberkropp 2001); foi originalmente desenvolvido para descrever a decomposição em ambientes terrestres (Jenny *et al.* 1949; Olson 1963). Segundo Webster & Benfield (1986), o k constitui o parâmetro que deve ser utilizado para comparações dos processos de decomposição sob diferentes condições experimentais (*e.g.* incubações *in situ* e sob condições controladas);

na década de 70 do século XX, foi intensamente utilizado nas comparações de perdas de massa de folhas em riachos (Petersen & Cummins 1974). Por sua vez, de acordo com o proposto por Minderman (1968), a decomposição deve ser representada por um conjunto de equações exponenciais, no qual, cada uma das equações refere-se a um composto (*e.g.* lignina, celulose) ou a uma classe de compostos (*e.g.* fibras). Por se constituir num modelo cinético de 1ª ordem, o princípio desse modelo é similar ao da equação exponencial simples (*i.e.* as taxas de reação são proporcionais à quantidade de detrito); contudo, ele é mais minucioso, pois considera a heterogeneidade estrutural do detrito. Desde a sua postulação, esse modelo tem sido utilizado freqüentemente para a comparação dos processos de decomposição de macrófitas aquáticas (Cunha & Bianchini Jr. 1998; Cunha & Bianchini Jr. 1999; Komínková *et al.* 2000) e de outros recursos vegetais em ambientes aquáticos (*e.g.* folhas, caules, galhos; Cunha-Santino & Bianchini Jr. 2002b). Nesses casos, a consideração de apenas duas classes de compostos (*e.g.* compostos lábeis e/ou solúveis e compostos refratários) tem sido suficiente para a representação satisfatória das cinéticas de perda de massa (Lousier & Parkinson 1976; Jenkinson 1977). Outros eventos decorrentes da decomposição das macrófitas aquáticas (*e.g.* mineralização dos lixiviados, consumo de oxigênio) e inclusões dos efeitos de variáveis abióticas (*e.g.* temperatura; Hanson *et al.* 1984) e bióticas (*e.g.* composição química do detrito; Wieder & Lang 1982) têm sido acoplados a esses modelos exponenciais (simples ou múltiplos) por vários pesquisadores; para tanto, as relações estequiométricas e as constantes de perda de massa constituem-se nos parâmetros utilizados para expressar tais ocorrências.

MODELO EXPONENCIAL SIMPLES E DUPLO: EQUAÇÕES MATEMÁTICAS

As Equações 1 e 2 descrevem as perdas de massa dos detritos com base nos modelos exponenciais simples (Jenny *et al.* 1949; Olson 1963) e duplo (Lousier & Parkinson 1976; Jenkinson 1977), respectivamente:

$$MOP = MOP_i \times e^{-kt} \quad (1),$$

em que: MOP = quantidade de material orgânica

particulada remanescente (%); MOP_i = quantidade inicial de matéria orgânica particulada; k = coeficiente de perda de massa (dia^{-1} ; processos: lixiviação, oxidações biológicas e químicas dos compostos lábeis e refratários, dissolução enzimática, fotoxidação); t = tempo (dia).

$$MOP = (MOP_{LS} \times e^{-k_1 t}) + (MOP_R \times e^{-k_2 t}) \quad (2),$$

em que: MOP_{LS} = teor inicial de matéria orgânica particulada lábil/solúvel (%); MOP_R = teor inicial de matéria orgânica particulada refratária (%); $k_T = k_1 + k_2$; coeficiente global de perda de massa (= coeficiente de mineralização (k_1) das frações lábeis (MOP_L) + coeficiente lixiviação (k_2) das frações solúveis (MOP_S) dos compostos lábeis e/ou solúveis dos detritos (dia^{-1})); k_R = coeficiente de perda de massa da MOP_R (processos: oxidações biológicas, dissolução enzimática, oxidações químicas, fotoxidação), dia^{-1} .

DECOMPOSIÇÃO DE MACRÓFITAS AQUÁTICAS: INTERPRETAÇÃO DOS MODELOS

A adoção de modelos matemáticos exponenciais para descrever o processo de decomposição de detritos particulados (MOP) de macrófitas aquáticas é comumente observada na literatura (Tabela II); os modelos lineares têm sido preteridos, pois, em geral, os argumentos cinéticos que justificam o seu uso não se aplicam para a decomposição desses vegetais. Os experimentos de decomposição realizados *in situ* com *litterbags* utilizam normalmente os modelos simples de 1ª ordem (vide compilação realizada por Brinson *et al.* 1981); nesses estudos, os tempos de amostragem para a retirada dos *litterbags*, sobretudo na fase inicial do processo, são elevados e o processo de lixiviação, geralmente não é registrado. Muitos autores sugerem que a lixiviação ocorra, usualmente, nos primeiros estágios da decomposição; o tempo de duração é variado, podendo concluir-se nas primeiras 24 h (Fallon & Pfaender 1976; Cunha-Santino & Bianchini Jr. 2000; Bianchini Jr. *et al.* 2002) ou, perdurar vários dias. Nesse contexto, têm-se reportados os seguintes dias para a conclusão deste processo: 2 (Wrubleski *et al.* 1997; Pope *et al.* 1999; Brum & Esteves 2001; Albariño & Balseiro 2002), 3 (Otsuki & Wetzel, 1974; Schlickeisen *et al.* 2003), 4 (Singhal *et al.* 1992; Gupta

Tabela II. Parametrização da decomposição de diversas espécies de macrófitas aquáticas (modelo exponencial simples; Equação 1); em que: k = constante de perda de massa e $t_{1/2}$ = tempo de meia-vida ($= \ln 2/k$).

Espécie	k (dia ⁻¹)	$t_{1/2}$ (dia)	Referências
<i>Eichhornia crassipes</i>	0,0107	65	Howard-Williams & Junk (1976)
<i>Eichhornia crassipes</i>	0,0370	19	Gamage & Asaeda (2005)
<i>Elodea canadensis</i>	0,0260	27	Hill & Webster (1982)
<i>Lemna gibba</i>	0,0021	330	Szabó <i>et al.</i> (2000)
<i>Ludwigia leptocarpa</i>	0,0050	138	Hill (1985)
<i>Nelumbo lutea</i>	0,0108	64	Hill (1985)
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	0,0537	13	Hill & Webster (1982)
<i>Potamogeton pectinatus</i>	0,0820	8	Carpenter (1980)
<i>Salvinia auriculata</i>	0,0277	25	Howard-Williams & Junk (1976)
<i>Salvinia molesta</i>	0,0051	136	Sharma & Goel (1986)
<i>Salvinia cucullata</i>	0,0033	210	Sharma & Goel (1986)
<i>Typha latifolia</i>	0,0039	177	Boyd (1970)
<i>Typha angustifolia</i>	0,0047	147	Hill (1985)
<i>Typha angustifolia</i>	0,0019	364	Mason & Bryant (1975)
<i>Typha latifolia</i>	0,0104	67	Webster & Simmons (1978)
<i>Typha glauca</i>	0,0012	577	Davis & van der Valk (1978)
<i>Typha glauca</i>	0,0241	29	Nelson <i>et al.</i> (1990)
<i>Juncus efusus</i>	0,0011	629	Kuehn & Suberkropp (1998)

et al. 1996), 7 (Esteves & Barbieri 1983; Canhoto & Graça 1996). A adoção do modelo exponencial duplo na descrição do processo de decomposição leva em consideração a heterogeneidade do substrato, *i.e.* admite distinções relativas à composição química do detrito. Desta forma, os detritos são diferenciados de acordo com seu potencial de degradação, neste caso, apresentando uma fração lábil e/ou solúvel e outra refratária (Cunha & Bianchini Jr. 1998; Cunha-Santino & Bianchini Jr. 2000; Asaeda *et al.* 2000). As oxidações das frações lábeis e as perdas de compostos solúveis caracterizam perdas de massa rápidas, enquanto que a porção refratária pode decrescer de 10 a 20 vezes mais lentamente (Gillon *et al.* 1994).

Tendo em vista comparar os principais modelos utilizados para descrição cinética da decomposição (Equações 1 e 2), foram utilizados os resultados de 37 experimentos. Os parâmetros cinéticos foram obtidos por regressões não lineares, com base no algoritmo iterativo de Levenberg-Marquardt (Press *et al.* 1993); esses parâmetros, derivados dos ajustes estão relacionados na Tabela III. As relações lineares obtidas do confronto desses parâmetros (Figura 2) indicaram

que o uso do modelo exponencial simples não representou adequadamente as perdas de massa rápidas que ocorrem no início do processo, relativas à lixiviação dos detritos. Nesse contexto: (i) em todos os experimentos selecionados (Tabela III), os valores dos interceptos dos ajustes (valor de MOP no dia zero) foram sempre menores que 100%; (ii) as diferenças entre 100% (valor inicial da quantidade de detrito) e o valor do intercepto (valor inicial considerado pelo ajuste do modelo exponencial simples) relacionaram-se diretamente com os teores de MOP_{LS} (Figura 2A), calculados pelo modelo que considera a heterogeneidade dos recursos (Equação 2); (iii) os valores de MOP (modelo exponencial simples) apresentaram relação direta como os de MOP_R do modelo composto. Os coeficientes de decomposição das frações refratárias (k_R) foram menores que os obtidos no modelo simples, gerando, conseqüentemente, tempos de meia vida mais elevados (*ca.* 2,3 vezes); Figura 2C. Contudo, é necessário considerar que a lixiviação pode ser promovida e intensificada pelo uso de material previamente seco na preparação dos experimentos.

Tabela III. Coeficientes dos modelos utilizados (Equações 1 e 2) para as descrições das cinéticas de perda de massa de macrófitas aquáticas.

	MOP _{LS} (%)	k _T (dia ⁻¹)	MOP _R (%)	k _R (dia ⁻¹)	MOP (%)	k (dia ⁻¹)	Referências
<i>Cabomba piauhyensis</i>	28,5	1,04	71,5	0,0063	78,6	0,0080	Cunha & Bianchini Jr. (1998)
<i>Eichhornia azurea</i>	16,8	0,21	83,2	0,0008	89,8	0,0069	Pagioro & Thomaz (1998)
<i>E. azurea</i>	8,5	0,42	91,5	0,0022	89,9	0,0055	Pagioro & Thomaz (1998)
<i>E. azurea</i>	25,2	1,50	74,8	0,0082	80,3	0,0097	Lima (1999)
<i>E. azurea</i>	18,5	1,50	81,5	0,0128	86,5	0,0146	Lima (1999)
<i>E. crassipes</i>	20,6	3,33	79,4	0,0010	84,1	0,0112	Henry & Stripari (2005)
<i>E. crassipes</i>	16,2	1,50	83,8	0,0379	86,3	0,0392	Henry & Stripari (2005)
<i>Eleocharis mutata</i>	12,9	0,91	87,1	0,0076	89,0	0,0076	Bianchini Jr. & Toledo (1996)
<i>Ludwigia ssp</i>	34,4	0,55	65,6	0,0045	74,4	0,0061	Bianchini Jr. (1982)
<i>Mayaca fluviatilis</i>	23,2	0,71	76,8	0,0005	82,6	0,0013	Bianchini Jr. (1982)
<i>M. fluviatilis</i>	22,2	0,76	77,8	0,0023	90,2	0,0037	Camargo (1984)
<i>M. fluviatilis</i>	16,2	1,25	83,8	0,0012	88,4	0,0018	Camargo (1984)
<i>M. fluviatilis</i>	29,0	0,04	71,0	0,0010	92,2	0,0029	D'Arienzo (1989)
<i>Myriophyllum heterophyllum</i>	60,0	0,14	40,0	0,0041	64,2	0,0077	Godshalk & Wetzel (1978)
<i>Najas flexilis</i>	65,0	0,09	35,0	0,0021	68,3	0,0073	Godshalk & Wetzel (1978)
<i>N. variegatum</i>	71,6	0,13	28,4	0,0034	58,3	0,0089	Godshalk & Wetzel (1978)
<i>Nymphaea ampla</i>	50,2	0,33	49,8	0,0097	62,7	0,0121	Bianchini Jr. (1982)
<i>Nymphoides indica</i>	59,7	0,49	40,3	0,0048	55,0	0,0095	Bianchini Jr. (1982)
<i>N. indica</i>	36,6	2,48	63,4	0,0218	67,5	0,0222	Helbing <i>et al.</i> (1986)
<i>Polygonum ssp</i>	29,9	0,47	70,1	0,0028	78,5	0,0043	Bianchini Jr. (1982)
<i>P. ferrugineum</i>	33,2	0,13	66,8	0,0027	79,0	0,0042	Esteves & Barbieri (1983)
<i>Pontederia cordata</i>	23,6	0,33	76,4	0,0018	83,5	0,0029	Bianchini Jr. (1982)
<i>P. cordata</i>	33,9	0,11	66,1	0,0038	80,8	0,0055	Camargo (1984)
<i>P. cordata</i>	21,2	1,25	78,8	0,0029	84,7	0,0037	Camargo (1984)
<i>P. lanceolata</i>	24,7	0,95	75,3	0,0006	81,4	0,0016	Bianchini Jr. (1982)
<i>P. stenostachys</i>	44,2	0,24	55,8	0,0036	71,1	0,0104	Lopes-Ferreira & Esteves (1992)
<i>Rhynchospora gigantea</i>	22,0	1,32	78,0	0,0004	83,4	0,0012	Bianchini Jr. (1982)
<i>Salvinia auriculata</i>	10,1	2,79	89,9	0,0017	91,7	0,0020	Cunha-Santino & Bianchini Jr. (2000)
<i>Scirpus acutus</i>	16,3	0,59	83,7	0,0026	87,4	0,0029	Godshalk & Wetzel (1978)
<i>S. cubensis</i>	14,7	1,74	85,3	0,0030	88,2	0,0035	Cunha & Bianchini Jr. (1998)
<i>S. subterminalis</i>	51,7	0,02	48,3	0,0026	93,6	0,0068	Godshalk & Wetzel (1978)
<i>Sphagnum sp</i>	13,7	1,21	86,3	0,0004	89,9	0,0008	D'Arienzo (1989)
<i>Typha latifolia</i>	12,4	1,50	87,6	0,0026	92,6	0,0031	Boyd (1970)
<i>T. latifolia</i>	22,6	0,04	76,4	0,0043	93,1	0,0062	Schnitzer & Neely (2000)
<i>T. latifolia</i>	27,2	0,03	71,7	0,0051	95,0	0,0074	Schnitzer & Neely (2000)
<i>T. domingensis</i>	8,5	0,20	91,5	0,0009	94,8	0,0010	Davis (1991)
<i>T. domingensis</i>	6,1	0,48	94,0	0,0018	95,6	0,0020	Gonçalves Jr. <i>et al.</i> (2004)

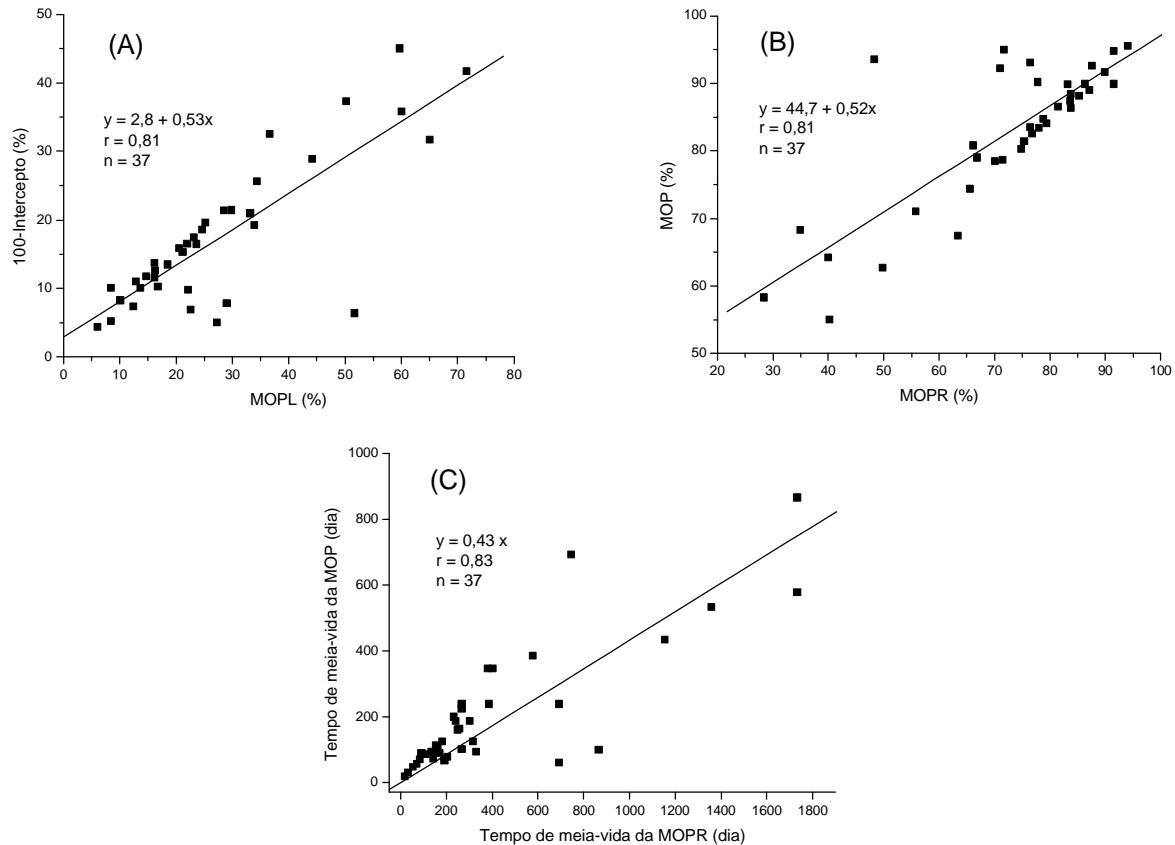


Figura 2 - Relações entre os parâmetros dos modelos exponenciais adotados nas descrições das cinéticas da decomposição de macrófitas aquáticas (Equações 1 e 2).

Por esse motivo, usualmente recomenda-se a utilização de detritos sem secagem prévia ou na impossibilidade desse procedimento, sugere-se que na preparação dos experimentos os detritos sejam secos sob temperaturas baixas (*e.g.* 35-45 °C). Se por um lado utilização de detritos sem secagem prévia caracteriza melhor a sucessão de organismos durante a decomposição, esse procedimento tem o inconveniente de tornar as análises quantitativas com pouca precisão devido aos teores de água dos tecidos vegetais; esse problema pode ser atenuado ao utilizar várias repetições de *litterbags* ou de incubações. No geral, as limitações observadas nos experimentos de decomposição conduzidos no campo ou em laboratório, como por exemplo: secagem prévia dos detritos; imprecisão na determinação da massa inicial, tamanho de malha do *litterbag*, incubações em mesocosmos sob condições controladas; atenuação do efeito abrasivo do movimento das águas, adesão de material orgânico aos detritos nos *litterbags*, etc., decorrem da dificuldade de reprodução dos eventos que ocorrem na natureza por parte dos experimentos,

e a decomposição das plantas aquáticas não foge da regra. Desse modo, a utilização de modelos bifásicos (*e.g.* Eq. 2) constitui-se num procedimento que representa melhor a perda de massa quando se emprega a secagem prévia dos detritos.

REFERÊNCIAS

- ALBARIÑO, R.J. & BALSEIRO, E.G. 2002. Leaf breakdown in Patagonian streams: native versus exotic trees and the effect of invertebrate size. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 12:181-192.
- ALBER, M. & VALIELA, I. 1994. Production of microbial organic aggregates from macrophyte-derived dissolved organic material. *Limnology and Oceanography*, 39:37-50.
- ALVAREZ, S. & GUERRERO, M.C. 2000. Enzymatic activities associated with decomposition of particulate organic matter in two shallow ponds. *Soil Biology and Biochemistry*, 32:1941-1951.
- ASAEDA, T.; TRUNG, V.K. & MANATUNGE, J. 2000. Modeling the effects of macrophyte growth and

- decomposition on the nutrient budget in shallow lakes. *Aquatic Botany*, 68:217-237.
- BIANCHINI Jr., I. 1982. *Contribuição ao estudo da decomposição de plantas aquáticas*. Dissertação, PPGERN – UFSCar, São Carlos, 178p.
- BIANCHINI Jr., I. & TOLEDO, A.P.P. 1996. Estudo da mineralização de *Eleocharis mutata*. *Anais do VII Seminário Regional de Ecologia*. 1: 57-72.
- BIANCHINI Jr., I. & TOLEDO, A.P.P. 1998. Estudo da mineralização de *Nymphoides indica*. *Anais do VII Seminário Regional de Ecologia*, 3:1315-1329. 1998.
- BIANCHINI Jr., I. & ANTONIO, R.M. 2003. The effect of particle size on the leaching of *Scirpus cubensis* Poepp & Kunth. *Brazilian Journal of Biology*, 63(2):195-205.
- BIANCHINI Jr, I.; PACOBAHYBA, L.D. & CUNHA-SANTINO, M.B. 2002. Aerobic and anaerobic decomposition of *Montrichardia arborescens* (L.) Schott. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 14(3):27-34.
- BOYD, C.E. 1970. Losses of mineral nutrients during decomposition of *Typha latifolia*. *Archives of Hydrobiology*, 66:511-517.
- BRINSON, M.M.; LUGO, A.E. & BROWN, S. 1981. Primary productivity, decomposition and consumer activity in freshwater wetlands, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12:123-161.
- BRUM, P.R. & ESTEVES, F.A. 2001. Changes in abundance and biomass of the attached bacterial community throughout the decomposition of three species of aquatic macrophyte. *Oecologia Brasiliensis*, IX:77-95.
- CAMARGO, A.F.M. 1984. *Aspectos ecológicos de três espécies de macrófitas aquáticas da represa do Lobo, SP: Interações com macroinvertebrados e decomposição*. Dissertação, PPGERN – UFSCar, São Carlos, 134p.
- CANHOTO, C. & GRAÇA, M.A.S. 1996. Decomposition of *Eucalyptus globulus* leaves and three native leaf species (*Alnus glutinosa*, *Castanea sativa* and *Quercus faginea*) in a Portuguese low order stream. *Hydrobiologia*, 333:79-85.
- CARPENTER, S.R. 1980. Enrichment of Lake Wingra, Wisconsin by submersed macrophyte decay. *Ecology*, 61: 1145-1155.
- CHARACKLIS, W.G. 1990. Kinetics of microbial transformations. Pp. 233-264. In: W. G., CHARACKLIS & K.C. MARSHALL, (eds.), *Biofilms*. John Wiley & Sons, New York.
- CUNHA, M.B. & BIANCHINI Jr., I. 1999. Degradação anaeróbia de *Cabomba piauhyensis* e *Scirpus cubensis*: cinéticas de formação de gases. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 11(1):15-26.
- CUNHA, M.B. & BIANCHINI Jr., I. 1998. Mineralização aeróbia de *Cabomba piauhyensis* e *Scirpus cubensis*. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 10(1):81-91.
- CUNHA-SANTINO, M.B. & BIANCHINI Jr., I. 2000. Decomposição aeróbia e anaeróbia de *Salvinia auriculata* da lagoa do Infernã. Pp. 631-643. In: J.E. Santos & J.S.R. Pires (eds.), *Estudos integrados em ecossistemas - Estação Ecológica de Jataí*. Rima, São Carlos.
- CUNHA-SANTINO, M.B. & BIANCHINI Jr., I. 2002a. Humic substance mineralisation from a tropical oxbow lake (São Paulo, Brazil). *Hydrobiologia*, 236:34-44.
- CUNHA-SANTINO, M.B. & BIANCHINI Jr., I. 2002b. Estequiometria da decomposição aeróbia de galhos, cascas serapilheira e folhas. Pp. 43-56. In: E.L.G. ESPÍNDOLA; F.F. MAUAD, W. SCHALCH; O. ROCHA; N. FELICIDADE; A.C. RIETZLER (eds.), *Recursos hidroenergéticos: usos, impactos e planejamento integrado*. Rima, São Carlos.
- D'ARIENZO, M.C.F. 1989. Efeitos dos produtos de decomposição de *Sphagnum* sp sobre a decomposição de *Mayaca fluviatilis*. Dissertação, PPGERN – UFSCar, São Carlos, 123p.
- DAVIS, C.B. & VANDER VALK, A.G. 1978. The decomposition of standing and fallen litter of *Typha glauca* and *Scirpus fluviatilis*. *Canadian Journal of Botany*, 56:662-675.
- DAVIS, M.L. & CORNWELL, D.A. 1991. *Introduction to environmental engineering*. McGraw-Hill, New York.
- DILLY, O., 2001. Microbial respiratory quotient during basal metabolism and after glucose amendment in soils and litter. *Soil Biology and Biochemistry*, 33:117-127.
- ENRIQUES, E.; DUARTE, C.M. & SAND-JENSEN, K. 1993. Patterns in decomposition rates among photosynthetic organisms: the importance of detritus C:N:P content. *Oecologia*, 94:457-471.
- ESTEVES, F.A. & BARBIERI, R. 1983. Dry weight and chemical changes during decomposition of tropical macrophytes in Lobo reservoir - São Paulo, Brazil. *Aquatic Botany*, 16:285-295.
- FALLON, R.D. & PFAENDER, F.K. 1976. Carbon metabolism in model microbial systems from a temperate salt marsh. *Applied Environment of Microbiology*, 31:959-968.
- GAMAGE, N.P.D. & ASAEDA, T. 2005. Decomposition and mineralization of *Eichhornia crassipes* litter under aerobic conditions with and without bacteria, *Hydrobiologia* 541(1): 13-27.
- GESSNER, M.O. 2000. Breakdown and nutrient dynamics of submerged *Phragmites* shoots in the littoral zone of a

- hardwater lake. *Aquatic Botany*, 66:9-20.
- GILLON, D.; JOFFRE, R. & IBRAHIMA, A. 1994. Initial litter properties and decay rate: a microcosm experiment on Mediterranean species. *Canadian Journal of Botany*, 72:946-954.
- GODSHALK, G.L. & WETZEL, R.G. 1978. Decomposition of aquatic angiosperms. II. Particulate components. *Aquatic Botany*, 5:301-327.
- GONÇALVES Jr., F.J.; SANTOS, A.M. & ESTEVES, F.A. 2004. The influence of chemical composition of *Typha domingensis* and *Nymphaea ampla* detritus on invertebrate colonization during decomposition in a Brazilian coastal lagoon. *Hydrobiologia*, 527:125-137.
- GUPTA, M.K.; SHRIVASTAVA, P. & SINGHAL, P.K. 1996. Decomposition of young water hyacinth leaves in lake water. *Hydrobiologia*, 335:33-41.
- HANSON, B.J.; CUMMINS, K.W.; BARNES, J.R. & CARTER, M.W. 1984. Leaf litter processing in aquatic systems: a two variable model. *Hydrobiologia*, 111:21-29.
- HARMON, M.E.; FRANKLIN, J.F.; SWANSON, F.J.; SOLLINS, P.; GREGORY, S.V.; LATTIN, J.D.; ANDERSON, N.H.; CLINE, S.P.; AUMEN, N.G.; SEDELL, J.R.; LIENKAMPER, G.W.; CROMACK, J.R. & CUMMINS, K.W. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advanced in Ecological Research*, 15:133-302.
- HELBING, U.W.; ESTEVES, F.A.; TILZER, M.M. & STABEL, H.H. 1986. Influência dos produtos de decomposição da macrófita aquática *Nymphoides indica* (L.) O. KUNTZE na composição química da água da represa do Lobo (Broa) - São Paulo. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 1:611-637.
- HENRY, R. & STRIPARI, N.L. 2005. The invertebrate colonization during decomposition of *Eichhornia crassipes* in the mouth zone of Guareí River into Jurumirim Reservoir (São Paulo, Brazil). *The Ekologia*, 3(2):1-12.
- HILL, B.H. 1985. The breakdown of macrophytes in a reservoir wetland. *Aquatic Botany*, 21:23-31.
- HILL, B.H. & WEBSTER, J.R. 1982. Aquatic macrophyte breakdown in an Appalachian river. *Hydrobiologia*, 89:53-59.
- HOWARD-WILLIAMS, C. & JUNK, W.J. 1976. The decomposition of aquatic macrophytes in the floating meadows of a central Amazonian varzea lake. *Biogeographica*, 7:115-123.
- JENKINSON, D.S. 1977. Studies on the decomposition of plant material in soil. V: The effect of plant cover and soil type on the loss of carbon from ¹⁴C-labelled ryegrass. *Journal of Soil Science*, 19:25-39.
- JENNY, H.; GESSEL, S.P. & BINGHAM, F.T. 1949. Comparative study of decomposition of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Science*, 68:419-432.
- JONSSON, A.; MEILI, M.; BERGSTRÖM, A.K. & JANSSON, M. 2001. Whole-lake mineralization of allochthonous and autochthonous organic carbon in a large humic lake (Örträsket, N. Sweden). *Limnology and Oceanography*, 46:1691-1700.
- KOMÍNKOVÁ, D.; KUEHN, K.A.; BÜSING, N.; STEINER, D. & GESSNER, M.O. 2000. Microbial biomass, growth, and respiration associated with submerged litter of *Phragmites australis* decomposing in a littoral reed stand of a large lake. *Aquatic Microbial Ecology*, 22:271-282.
- KUEHN, K.A. & SUBERKROPP, K. 1998. Diel fluctuations in microbial activity associated with standing-dead litter of the freshwater emergent macrophyte *Juncus effusus* L. *Aquatic Microbial Ecology*, 14:171-182.
- LIMA, N. 1999. Estudo da colonização pelos invertebrados durante o processo de decomposição de *Eichhornia azurea* KUNTH e *Eichhornia crassipes* SOLMS na represa de Jurumirim (zona de desembocadura dos rios Paranapanema e Guareí - SP). Dissertação, IB - UNESP, Botucatu, 89p.
- LOPES-FERREIRA, C. & ESTEVES, F.A. 1992. Decomposition of *Potamogeton stenostachys* Kl. Schum. and evaluation of its detritus as a potential energy source in a tropical lagoon. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*, 18:47-54.
- LÓPEZ, N.I.; DUARTE, C.M.; VALLESPINÓS, F.; ROMERO, J. & ALCOVERRO, T. 1998. The effect of nutrients additions on bacterial activity in seagrass (*Posidonia oceanica*) sediments. *Journal Experimental Marine Biology Ecology*, 224:155-166.
- LÓPEZ-ARCHILLA, A.I.; MARIN, I. & AMILS, R. 2001. Microbial community composition and ecology of an acidic aquatic environment: the Tinto River, Spain. *Microbial Ecology*, 41:20-35.
- LOUSIER, J.D. & PARKINSON, D. 1976. Litter decomposition in a cool temperate deciduous forest. *Canadian Journal of Botany*, 54:419-436.
- MAGEE, P.A. 1993. Detrital accumulation and processing in wetlands. *Waterfowl Management Handbook, Fish and Wildlife Leaflet*. 13.3.14.
- MANSON, C.F. & BRYANT, R. J. 1975. Production, nutrient content and decomposition of *Phragmites communis* Trin. and *Typha angustifolia* L. *Journal of Ecology*, 63:71-95.
- MENDELSSOHN, I.A.; SORRELL, B.K.; BRIX, H.; SCHIERUP, H.H.; LORENZEN, B. & MALTBY, E. 1999. Controls on soil cellulose decomposition along a salinity

- gradient in a *Phragmites australis* wetland in Denmark. *Aquatic Botany*, 64:381-398.
- MINDERMAN, G. 1968. Addition, decomposition and accumulation of organic matter in forests. *Journal of Ecology*, 56:355-362.
- NELSON, W.J.; KADLEC, J.A. & MURKIN, H.R. 1990. Seasonal comparison of weight for two types of *Typha glauca* Godr. leaf litter. *Aquatic Botany*, 37:299-314.
- OLSON, J.S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 44: 322-331.
- OTSUKI, A. & WETZEL, R.G. Release of dissolved organic matter by autolysis of a submerged macrophyte, *Scirpus subterminalis*. *Limnology and Oceanography*, v. 19, p. 842-845, 1974.
- PAGIORO, T.A. & THOMAZ, S.M. 1998. Loss of weight and concentration of carbon, nitrogen, and phosphorus during decomposition of *Eichhornia azurea* in floodplain of the upper Paraná river, Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, 58(4):603-608.
- PARK, S. & CHO, K.H. 2003. Nutrient leaching from leaf litter of emergent macrophyte (*Zizania latifolia*) and the effects of water temperature on the leaching process. *Korean Journal Biological Sciences*, 7(4):289-294.
- PERET, A.M. & BIANCHINI Jr., I. 2004. Stoichiometry of aerobic mineralization (O/C) of aquatic macrophytes leachate from a tropical lagoon (São Paulo - Brazil). *Hydrobiologia*, 528: 167-178.
- PETERSEN R.C. & CUMMINS K.W. (1974) Leaf processing in a woodland stream. *Freshwater Biology* 4: 343-368.
- POPE, R.J.; GORDON, A.M. & KAUSHIK, N.K. 1999. Leaf litter colonization by invertebrates in the littoral zone of a small oligotrophic lake. *Hydrobiologia*, 392:99-112.
- PRESS, W.H., TEUKOLSKY, S.A., VETTERLING, W.T. & FLANNERY, B.P. 1992. *Numerical recipes in C: the art of scientific computing*. Cambridge University Press, New York.
- SCHLICKEISEN, E.; TIETJEN, T.E.; ARSUFFI, T.L. & GROEGER, A.W. 2003. Detritus processing and microbial dynamics of an aquatic macrophyte and terrestrial leaf in a thermally constant, spring-fed stream. *Microbial Ecology*, 45:411-418.
- SCHNITZER, S.A. & NEELY, R.K. 2000. Criticism of the litterbag technique for the study of aquatic plant decay: suppression of epiphytic algal biomass. *Archives fur Hydrobiologie*, 148(3):433-440.
- SHARMA, K.P. & GOEL, P.K. 1986. Studies on decomposition of two species of *Salvinia*. *Hydrobiologia*, 131:57-65.
- SINGHAL, P.K.; GAUR, S. & TALEGAONKAR, L. 1992. Relative contribution of different decay processes to the decomposition of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms. *Aquatic Botany*, 42:265-272.
- SINSABAUGH, R.L.; ANTIBUS, R.K.; LINKINS, A.E.; McCLAUGHERTY, C.A.; RAYBURN, L.; REPERT, D. & WEILAND, T. 1993. Wood decomposition: nitrogen and phosphorous dynamics in relation to extracellular enzyme activity. *Ecology*, 74(5):1586-1593.
- STRAŠKRABA, M. 1973. Limnological Basis for modeling Reservoir Ecosystems. Pp. 517-535. In: W.C., ACKERMANN; G.F. WHITE & E.B. WORTHINGTON (eds.), *Geophysical Monograph Series*. American Geophysical Union, Washington, D.C.
- SUBERKROPP, K.F. 2001. Microorganisms and organic matter. Pp. 120-143. In: R.J. NAIMAN & R.E. RILBY (eds.). *River and management: lessons from Pacific Coastal Ecoregion*. Springer-Verlag, New York.
- SWIFT, M.J.; HEAL, O.W. & ANDERSON, J.M. 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystems - Studies in Ecology*. Blackwell, Oxford.
- SZABÓ, S.; BRAUN, M.; NAGY, P.; BALÁZSY, S. & REISINGER, O. 2000. Decomposition of duckweed (*Lemna gibba*) under anoxic and microbial conditions: flux of nutrients between litter water and sediment, the impact of leaching and microbial degradation. *Hydrobiologia*, 434:201-210.
- VOSSBRINCK, C.R.; COLEMAN, D.C. & WOOLLEY, T.A. 1979. Abiotic and biotic factors in litter decomposition in a semiarid grassland. *Ecology*, 60(2):265-271.
- WEBSTER, J.R. & BENFIELD, E.F. 1986. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Annual Review Ecological Systematics*, 17:567-594.
- WEBSTER, J.R. & SIMMONS Jr., G.M. 1978. Leaf breakdown and invertebrate colonization on a reservoir bottom. *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 20:1587-1596.
- WETZEL, R.G. 2001. *Limnology: Lake and river ecosystems*. Academic Press, San Diego.
- WIEDER R.K. & LANG, G.E. 1982. A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bags. *Ecology*, 63:1636-1642.
- WRUBLESKI, D.A.; MURKIN, H.R.; VAN DER VALK, A.G. & NELSON, J.W. 1997. Decomposition of emergent macrophyte roots and rhizomes in a northern prairie marsh. *Aquatic Botany*, 58:121-134.

Submetido em 19/09/2006
Aceito em 15/11/2006